Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	69–83	München, 15. 12. 1999

Das Mesosaurier-Material in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie: Übersicht und neue Erkenntnisse

Von Torsten Rossmann & Michael W. Maisch *)

Mit 5 Abbildungen und 3 Tabellen

Kurzfassung

Aufgrund einer neu zusammengestellten Datenmatrix diagnostisch-morphologischer Merkmale wird das Mesosaurier-Material der BSP taxonomisch revidiert. Es sind alle drei validen Genera der Mesosauridae, *Mesosaurus*, *Stereosternum* und *Brazilosaurus*, vertreten. Eine geschlossene Temporalregion und Hautstrukturen zwischen den Fingern und Zehen, die sich als Schwimmhäute interpretieren lassen, konnten nachgewiesen werden. Der Holotypus von *Ditrochosaurus capensis* Gürich, 1889, ist morphologisch nicht von *Mesosaurus tenuidens* zu trennen und wird in die Synonymie dieser Spezies verwiesen. Die phylogenetische Analyse der Mesosauridae ergibt, daß ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mesosaurus* und *Stereosternum* beim gegenwärtigen Kenntnisstand am besten begründet ist. Die Alternativhypothese nächster phylogenetisch-systematischer Verwandtschaft von *Stereosternum* und *Brazilosaurus* ist nicht gänzlich auszuschließen, hingegen scheint ein Schwestergruppenverhältnis von *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* höchst unwahrscheinlich.

Abstract

Based on a new matrix of diagnostic morphological characters, the mesosaurid specimens of the BSP are revised taxonomically. All three valid genera of mesosaurids, *Mesosaurus*, *Stereosternum* and *Brazilosaurus*, are represented. It can be demonstrated, that mesosaurs possess a closed temporal region and skin structures (web) between fingers and toes. The holotype of *Ditrochosaurus capensis* Gürich, 1889 is morphologically indistinguishable from *Mesosaurus tenuidens* and consequently referred to that species as a junior subjective synonym. Phylogenetic analysis of the Mesosauridae shows a sister-group relationship between *Mesosaurus* and *Stereosternum* to be the most plausible hypothesis at the present state of knowledge. The alternative of closest phylogenetic-systematic relationship between *Stereosternum* and *Brazilosaurus* cannot be completely excluded, whereas a sister-group relationship between *Mesosaurus* and *Brazilosaurus* is highly improbable.

*) Dr. T. Rossmann, Abteilung für Geowissenschaften, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstraße 13, D-76133 Karlsruhe; Dr. M. W. Maisch, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen, D-72076 Tübingen.

Einleitung

Mesosaurier sind eine taxonomisch sehr kleine und morphologisch einheitliche Gruppe von Amnioten, die nur aus dem Unteren Perm des südlichen Afrika und östlichen Südamerika bekannt sind. Sie werden in den entsprechenden Horizonten von Südafrika und Brasilien massenhaft gefunden. Belegt sind Mesosaurier-Reste auch aus Namibia (STROMER 1914, REUNING & HUENE 1925), Uruguay (BROILI in WALTHER 1911) und Paraguay (FRECH 1902). Die taxonomisch-systematische Stellung der Mesosaurier ist noch ungeklärt. Vorgeschlagen wurden eine nähere Verwandtschaft mit Sauropterygiern (GERVAIS 1865), Rhynchocephalen (OSBORN 1903), Ichthyosauriern (HUENE 1922), Pelycosauriern (HUENE 1941) und den anapsiden Cotylosauriern (ROMER 1966). In der phylogenetisch-systematischen Analyse von LAURIN & REISZ (1995) erscheinen sie als Schwestergruppe der Reptilia (Eureptilia + Parareptilia) innerhalb der Amniota. Eine sehr viel detailliertere phylogenetisch-systematische Analyse mit klaren Aussagen zur Herkunft und systematischen Stellung der Gruppe ist in Kürze zu erwarten (MODESTO, pers. Mitt.).

Bislang sind fünf Gattungen und sieben Arten von Mesosauriern aufgestellt worden: *Mesosaurus tenuidens* GERVAIS, 1865; *M. pleurogaster* SEELEY, 1892; *M. brasiliensis* MAC GREGOR, 1908; *Stereosternum tumidum* COPE, 1885; *Ditrochosaurus capensis* GÜRICH, 1889; *Noteosaurus africanus* BROOM, 1913 und *Brazilosaurus sanpauloensis* SHIKAMA & OZAKI, 1966. *Noteosaurus africanus* ist ein Nomen dubium (MODESTO 1996), wie vermutlich auch *M. pleurogaster*. *Mesosaurus brasiliensis* ist nach OELOFSON & ARAUJO (1987) ein jüngeres Synonym von *M. tenuidens*. *Ditrochosaurus capensis* wurde meist als jüngeres Synonym von *M. tenuidens* oder als gesonderte Art, *M. capensis*, geführt. Erstere Auffassung ist, wie unten ausführlich gezeigt, zu bestätigen. Es verbleiben daher drei valide Genera der Mesosauridae, die alle monospezifisch sind: *Mesosaurus tenuidens*, *Stereosternum tumidum* und *Brazilosaurus sanpauloensis*.

Mesosaurier wurden überwiegend als aquatische Lebewesen rekonstruiert (MAC GREGOR 1908, HUENE 1941, COX et al. 1989, MAISCH 1995). Begründet wurde dies durch die marine Natur der Fundsedimente und Eigenheiten im Bau ihres Skelettes, wie z.B. die pachyostotisch verdickten Rippen und die flossenartige Fußstruktur, die so auch bei anderen aquatischen Tetrapoden auftreten. Eingehende biomechanische und paläoökologische Untersuchungen fehlen bislang zu dieser Gruppe, sind aber in Vorbereitung (ROSSMANN, SCHOCH & MAISCH in Vorb.).

Eine gewisse Berühmtheit haben die Mesosaurier nicht nur wegen ihrer charakteristischen Skelettmorphologie, sondern besonders durch ihr Verbreitungsgebiet bekommen. So zeigte DU TOIT (1927), daß ihr Verbreitungsareal in der Whitehill Shale Formation (Ecca-Group der Karoo-Supergroup) von Südafrika und Namibia (PICKFORD 1995) und der zeitgleichen Irati-Formation Südostbrasiliens nur mit dem Wandern der Kontinente zu erklären ist. Er stützte damit die Kontinentaldrifttheorie von ALFRED WEGENER.

Trotz der Fülle an überlieferten Skeletten und Skelettabdrücken sind jedoch noch viele Fragen hinsichtlich Anatomie, Systematik und Lebensweise offen. Viele Sammlungen sind gar nicht oder nur unzureichend bearbeitet. Erkenntnisse der letzten Jahre wurden nur selten registriert, so daß die meisten deutschen Sammlungen eine veraltete Bestimmung der Fundstücke zeigen. Diese Arbeit hat das Ziel, das Mesosaurier-Material der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie (BSP) zu revidieren.

Material und Methoden

Das Mesosaurier-Material der BSP besteht aus 22 Skeletten oder Skelettresten, die einen unterschiedlichen Grad an Vollständigkeit aufweisen. Zwei sehr unterschiedliche Erhaltungstypen, abhängig von der Fazies des einbettenden Sediments, sind vorhanden: a.) Exemplare, die in einem schwarzen bitumenreichen Schiefer (Öl- oder Schwarzschiefer) eingebettet sind; b.) Exemplare, die von hellem Kalkstein umgeben sind. In ersterem ist Knochenmaterial, wenn überhaupt, nur sehr unvollständig und stark zerstört überliefert. Rekonstruktion der Skelette erfolgt hier meist durch Anfertigung von Positivabgüssen. Das Knochenmaterial der Exemplare aus der Kalkfazies ist entweder rotbraun oder weiß gefärbt. Der Schädel ist stets so stark komprimiert, daß die Anatomie im Detail nicht zu klären ist.

Die Maße einzelner Skelettelemente und ganzer Skelettabschnitte sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Nach eigener Bearbeitung von ca. 120 Mesosaurierskeletten ist es möglich, die Unterscheidung von drei Morphotypen, die den klassischen drei Genera *Mesosaurus*, *Stereosternum* und *Brazilosaurus* entsprechen, anhand eines umfangreichen Satzes kranialer und postkranialer Merkmale vorzunehmen (Tab. 2). Die Gesamtlänge eines unvollständigen Exemplars läßt sich aufgrund von Messungen an vollständigen Skeletten abschätzen: sie beträgt den 20-fachen Wert der Femurlänge. Dadurch, daß der Humerus meist genau so lang wie das Femur ist, kann auch dieser zur Abschätzung der Gesamtlänge genutzt werden. Dies gilt gleichermaßen für alle drei validen Mesosauriden-Genera.

Aufgrund des Datenmaterials wurde eine computergestützte phylogenetische Analyse durchgeführt, die zum Ziel hatte, die Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der Mesosauriden darzustellen. Ein Autor (TR) weist darauf hin, daß, seiner Ansicht nach, hiermit keine Aussagen zur Verwandtschaft, sondern allenfalls zu Ähnlichkeiten – bezogen auf die untersuchten Merkmale – getroffen werden können (ausführlich in Herkner 1999).

Das Münchener Material wird im folgenden nach Spezies geordnet und hier chronologisch / numerisch sortiert beschrieben.

Taphonomie

Trotz der Fülle an überlieferten Mesosaurier-Exemplaren gibt es einige sich stets wiederholende und damit charakteristische Einbettungsformen. Die allermeisten Skelette sind dorsoventral eingebettet, sehr selten lateral. Die Vorderextremitäten sind meist gerade in einem Winkel von bis zu 45° zur Körperlängsachse nach posterior gestreckt. Die Hinterextremitäten sind ebenfalls in den allermeisten Fällen nach posterior gerichtet, jedoch angewinkelt. Die Femora bilden mit der Körperlängsachse einen Winkel von 100–135°. Die Zeugopodien sind zu den Femora mit einem nach medial offenen Winkel eingelagert. Die Autopodien schließen sich meist gerade an die Zeugopodien an. Bei beiden Extremitätenpaaren liegt die ulnare bzw. fibulare Seite stets medial. Der Thorakalbereich ist meist artikuliert und gerade. Der Halsbereich ist bei *Stereosternum* und *Brazilosaurus* meist gerade, selten gekrümmt, und dann stets im posterioren Abschnitt am Übergang Hals/Thorax. Bei *Mesosaurus* ist der Hals häufig stark lordotisch gekrümmt. Die Kalkstein-Exemplare sind im Vergleich zu den Ölschiefer-Exemplaren vollständiger erhalten und überwiegend artikuliert. Wenn Teile des Skelettes fehlen, dann sind dies der distale Bereich des Schwanzes, der Schädel mit oder ohne Hals und die distalen Elemente der Extremitäten. Sehr selten sind vollkommen disartikulierte und dislozierte Exemplare überliefert, die allerdings einen guten Einblick in die Anatomie ansonsten verborgener Strukturen liefern.



Abb. 1: *Mesosaurus tenuidens.* Positivabguß eines Typus-Exemplares von *M. "brasiliensis"* (McGregor, 1908) aus dem American Museum of Natural History. Original ist Hohlform eines Ölschieferstücks. Maßstab = 50 mm.

Beschreibung

Mesosaurus tenuidens Gervais, 1865 (Abb. 1)

BSP 1972 I 92: Irati Formation von Sao Mateus do Sul (Steinbruch des Petrobas), Parana, Brasilien. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung. Fast vollständiges Skelett; es fehlen: Schnauzenspitze und distale Schwanzhälfte. Schädel deutlich länger als Hals. Ca. 12 Cervikal- und 20 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch; Carpus mit 2 Carpalia proximalia und 2 Carpalia distalia; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia und 4 Tarsalia distalia.

BSP 1967 I 16: Irati Formation von Sao Gabriel, Rio Grande do Sul, Brasilien. Zwei Kalkplatten mit vollständig dislozierten Skelettelementen von einem Individuum. Thorakalrippen pachyostotisch, Haemapophysen nicht pachyostotisch.

BSP 1959 I 477: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel, anteriore Rumpfwirbelsäule und Fragment der linken Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge des Fragmentes = 250 mm. Schädelknochen stark komprimiert. Rippen teilweise disartikuliert und isoliert eingebettet. Dichtstehende Zähne maximal 11 mm lang, im anterioren Bereich am längsten; Zahnbasisbreite ist etwa 1/10 – 1/11 der Zahnlänge. Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1959 I 478: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück (Platte und Gegenplatte) mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel und isolierte Zähne erhalten. Keine Suturen sichtbar. Zähne maximal 10 mm lang, im anterioren Bereich am längsten. Zahnformen variieren von spitzkonisch gerade, über lang spitzkonisch mit gebogener Spitze bis langgestreckt S-förmig.

BSP 1959 I 482 (Abb. 2): Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien.



Abb. 2: *Mesosaurus tenuidens*, BSP 1959 I 482. Schädel- und Halsregion, ca × 0,7.

Ölschieferstück (Platte und Gegenplatte) mit teilweiser Knochenerhaltung. Posteriorer Schädelteil, Hals- und Thorakalwirbelsäule, rechter Humerus und linke Hinterextremität erhalten. Gesamtlänge des Fragments = 250 mm. Nares am Schädel sichtbar, postorbitaler Schädelteil unfenestriert. Ca. 12 Cervikal- und mindestens 18 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1958 I 360: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung; Zähne sind erhalten; Schwanz, rechte Vorderextremität, Zeugo- und Autopodium der linken Vorder- und der linken Hinterextremität fehlen. Schädel deutlich länger als Hals; Zähne nadelförmig, mit maximaler Länge von 5 mm im anterioren Schnauzenbereich; 11 oder 12 Cervikal-, ca. 20 Thorakal-, 2 Sakralwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch; posteriore Cervikalrippen mit $1^1/_2$ facher Wirbelkörperlänge kurz, spitz endend; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia und 5 Tarsalia distalia, Tarsale distale V erreicht nur ca. $^1/_4$ der Fläche des nächstgrößeren Tarsale distale III.

BSP 1958 I 361: Irati-Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung. Schnauzenspitze, distale Schwanzhälfte, Vorderextremitäten und Zeugo- und Autopodien der Hinterextremitäten fehlen. Femora disloziert. Thorakalrippen pachyostotisch. Abdrücke des Gastralrippenkorbes vorhanden.

Stereosternum tumidum Cope, 1885

BSP 1997 I 68 (Abb. 3): Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Kalksteinstück mit rotbrauner Knochenerhaltung. Fast vollständig, nur distaler Schwanzteil fehlt. Gesamtlänge ca. 60 cm. Schädel und Hals annähernd gleichlang; Zähne mit maximal 3 mm Länge klein, stehen mit einem weiteren Abstand voneinander als bei den Exemplaren von *M. tenuidens*; Schnauze horizontal schwach festoniert; ca. 12 Cervikal-, 22 Thorakal-, 2 Sakral- und 41 er-



Abb. 3: *Stereosternum tumidum*, BSP 1997 I 68. Fast vollständiges Skelett, ca. × $^1/_5$ nat. Gr.

haltene Caudalwirbel; Cervikalrippen überlappend, anterior langgestreckt, spitz endend, posterior kurz keilförmig; ab Caudalwirbel 13 sind nach posterior keine Processus transversi mehr ausgebildet; Thorakalrippen und Haemapophysen pachyostotisch; Coracoid ungeteilt; linker Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia, 6 Tarsalia distalia (2 hintereinanderliegende Knochen auf Höhe von Metatarsale V). Zwischen den Zehen des linken Fußes und der Hand sind Hautabdrücke (? Hautreste) erhalten.

BSP 1988 I 39: Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Abguß. Thorax, Cervikal- (10 Wirbel) und anteriore Caudalregion, Hinterextremitäten und linke Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge = 330 mm. 21 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1982 I 27: Irati-Formation von Sao Paulo, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel, Hals, größter Teil des Schwanzes und Autopodien der Extremitäten fehlen. Gesamtlänge des Fragments ca. 25 cm. Einzelne Caudalwirbel liegen isoliert auf der gesamten Platte verstreut. Ca. 20 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch; Cervikalrippen langgestreckt, spitz endend, erreichen fast dreifache Wirbelkörperlänge.

BSP 1979 I 37 (Abb. 4): Irati Formation von Itapetininqua, Parana, Brasilien. Kalkstein-Exemplar mit rotbrauner Knochenerhaltung. Fast vollständiges Skelett eines juvenilen Tieres, nur distale Schwanzhälfte fehlt. Gesamtlänge ca. 14,5 cm. Bruchzone verläuft durch Thorakalbereich; dadurch fehlen vermutlich einige Thorakalwirbel. Zähne spitzkonisch und gerade (selten mit gebogener Spitze), mit maximal 1,5 mm Länge sehr klein und nicht dichtstehend; Zahnbasislänge erreicht $^1/_3$ bis $^1/_4$ der Zahnhöhe; posteriore Zähne senkrechtstehend, anteriore Zähne schräg nach lateral gerichtet; Ober- und Unterkieferzähne beißen auf Lücke. 12 (?13) Cervikal-, mindestens 18 Thorakal- und 2 Sakralwirbel; Neuralbögen der Thorakal-, Sakral- und anterioren Caudalwirbel sind mit kleinen Gruben skulpturiert. Im Bereich von Thorakalwirbel VI - XX sind feine Gastralrippen erhalten: an einem dicken medialen Stab schließt sich



Abb. 4: *Stereosternum tumidum*, BSP 1979 I 37. Skelett eines juvenilen Exemplares. Maßstab = 50 mm.

lateral ein kürzeres, schmaleres Element an. Thorakalrippen nicht pachyostotisch. Knöcherne Tarsalia nicht ausgebildet. Phalangenformel (Fuß): 2.3.4.5.5.

BSP 1975 I 165: Irati Formation von Ceara (50 km südlich von Juazeiro do Norte), NO Brasilien. Kalkstein-Exemplar mit weißer Knochenerhaltung. Fast vollständiges Skelett, nur distale Schwanzhälfte fehlt. Im Bereich des Thorax und der anterioren Caudalregion ist der Kalkstein rotbraun gefärbt (? Weichteilabdruck). Schädel und Cervikalregion lateral eingebettet. Zähne fehlen fast vollständig; die wenigen erhaltenen sind maximal 2 mm lang. Phalangenformel (Hand): 2.3.4.5.3., (Fuß): 2.3.4.5.3+. 12 Cervikal-, 23 Thorakal-, 2 Sakral- und mindestens 26 Caudalwirbel. Cervikalrippen langgestreckt, spitz endend, überlappend; nach posterior werden sie kontinuierlich kürzer. Gastralia nicht erhalten. Thorakalrippen und Haemapophysen pachyostotisch. Posterior von Caudalwirbel X besitzen die Caudalwirbel eine Autotomiesutur. Angebrochener Caudalwirbelkörper IV zeigt keinen durchgehenden Chordakanal. Carpus mit 2 Carpalia proximalia und 4 Carpalia distalia; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia, einem Centrale (im Bereich des Tibiale) und 5 Tarsalia distalia.

BSP 1966 I 190: Irati Formation von Arsiteneia, Sao Paulo, Brasilien. Kalkstein-Exemplar mir rotbrauner Knochenerhaltung. Thorax, Cervikal- und anteriore Caudalregion, rechte Vorderextremität und beide Femora erhalten. Gesamtlänge = 127 mm. 12 Cervikal-, 21 Thorakal- und 2 Sakralwirbel; anteriore Cervikalrippen nadelförmig langgestreckt, Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1962 I 165: Irati Formation von Pirasicaba, Sao Paulo, Brasilien. Ölschieferstück mit Knochenerhaltung. Posteriorer Thorakal- (mit 12 Wirbeln), Sakral- und anteriorer Caudalbereich, sowie eine Hinterextremität erhalten. Rippen größtenteils disartikuliert. Im Caudalbereich ist durchgehender schwarzer Strang vorhanden: ? persistierende Chorda dorsalis. Thorakalrippen und Haemapophysen pachyostotisch.

Brazilosaurus sanpauloensis Shikama & Ozaki, 1966

BSP 1967 I 11: Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Kalkstein-Exemplar mit weißer Knochenerhaltung. Thorax und eine Vorderextremität erhalten. Mindestens 18 Thorakalwirbel; Thorakalrippen nicht pachyostotisch; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia und 5 Tarsalia distalia: Tarsale distale V am kleinsten.

BSP 1965 I 130 (Abb. 5): Irati Formation von Parana, Brasilien. Lateral eingebettetes Kalkstein-Exemplar. Schädel, Thorax, Cervikal- und Teil der Caudalregion, beide Vorderextremitäten und rechter Fuß erhalten. Gesamtlänge = 280 mm. Zähne mit maximal 2 mm Länge sehr klein, senkrechtstehend. Anteriore Cervikalrippen langgestreckt nadelförmig,



Abb. 5: *Brazilosaurus sanpauloensis*, BSP 1965 I 130. Maßstab = 50 mm.

überlappend. Posteriorer Cervikalbereich stark gebogen. Gastralrippenkorb im gesamten Thorax ausgebildet. Thorakalrippen nicht pachyostotisch. Carpus mit 2 Carpalia proximalia, einem großen Centrale und 4 Carpalia distalia. Letztere gelenken mit Metacarpale I–IV. Phalangenformel (Hand): 2.3.4.5.4.

BSP 1965 I 131: Irati Formation von Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel, Thorax, Cervikal- und anteriore Caudalregion und fragmentarische rechte Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge = 275 mm. Zähne nicht erhalten. 14 oder 15 Cervikalwirbel; Thorakalrippen nicht pachyostotisch.

BSP 1964 I 268: Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Lateral eingebettetes Kalkstein-Exemplar mit weißer Knochenerhaltung. Thorax, anteriore Caudalwirbelsäule, Hinterextremitäten und rechte Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge = 300 mm. Beide Hinterextremitäten vom Becken disloziert. Ca. 20 Thorakalwirbel; Thorakalrippen nicht pachyostotisch; Haemapophysen pachyostotisch; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia, 5 Tarsalia distalia, 1 Centrale (auf Höhe des Tibiale).

Genus et species indet. (*Mesosaurus* oder *Stereosternum*)

BSP 1959 I 479: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit schwarzer Knochenerhaltung. Unvollständiger Thorax (17 Wirbel), 2 Cervikalwirbel und fragmentarische rechte Vorderextremität erhalten; Gesamtlänge des Fragmentes = 185 mm. Gastralrippenkorb ausgebildet; Thorakalrippen pachyostotisch, Wirbelkörper intern spongiös strukturiert.

BSP 1959 I 480: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit schwarzer Knochenerhaltung. Thorax, rechter Humerus und linker Femur erhalten; Gesamtlänge des Fragmentes = 165 mm. Gastralrippenkorb im gesamten Thoraxbereich; Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1959 I 481: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Thorax und Fragmente der Extremitäten erhalten; Gesamtlänge des Fragmentes = 140 mm. Gastralrippenkorb im gesamten Thoraxbereich; Thorakalrippen pachyostotisch.

Ditrochosaurus capensis GÜRICH, 1889

BSP 1914 I 504: „Ecca-Stufe" (Whitehill Shale Formation) der Karoo-Formation von Hauptmannshaus, Kabus, Namibia. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung. Artikuliertes postkraniales Skelettfragment (Holotypus): rechte Hinterextremität, posteriore Thorakal-, Becken- und anteriore Caudalregion. Gesamtlänge der erhaltenen Wirbelsäule ca. 115 mm. Knöcherne distale Tarsalia nicht ausgebildet. Thorakalrippen pachyostotisch, Haemapophysen nicht pachyostotisch.

Diskussion

Die geschätzten Gesamtlängen der Münchener Mesosaurier-Exemplare (Tab. 1) liegen weitgehend im Trend der Ergebnisse aus anderen Sammlungen. Sehr selten sind große Individuen von 90 cm Gesamtlänge. Die größten derzeit bekannten Exemplare erreichen eine Länge von 100 bis 110 cm. Das Gros der Exemplare hatte eine Gesamtlänge von 60–80 cm. Die kleinsten bislang gefundenen Individuen sind 20–25 cm lang, vielleicht ein Hinweis auf deren tatsächliche Schlupfgröße. Die Verteilung und der Vergleich zwischen *Mesosaurus* einerseits und *Stereosternum* / *Brazilosaurus* andererseits (Tab. 1), täuscht eine größere maximale Gesamtlänge für *Mesosaurus* vor, was auch ARAUJO (1976) und OELOFSON & ARAUJO (1983, 1987) beschrieben hatten. Dies kann aber durch ca. 1 m lange Exemplare von *Stereosternum* widerlegt werden (ROSSMANN, SCHOCH & MAISCH in Vorb.).

Die Unterscheidungsmerkmale der drei Mesosaurier-Gattungen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Diese erlauben somit eine gute Handhabe zur Bestimmung selbst von nur fragmentarisch erhaltenen Resten.

Aufgrund der Ergebnisse von OELOFSON & ARAUJO (1983, 1987), MODESTO (1996) und eigenen Untersuchungen (Tab. 2) setzt sich das Münchener Mesosaurier-Material wie folgt zusammen: Von den 22 Exemplaren gehören 7 zu *Mesosaurus tenuidens*, 7 zu *Stereosternum tumidum*, 4 zu *Brazilosaurus sanpauloensis* und 3 entweder zu *M. tenuidens* oder *S. tumidum*. *Ditrochosaurus capensis* (BSP 1914 I 504) besitzt keine diagnostischen Merkmale, die erlauben würden, ihn als eigenständiges Taxon zu begründen. Durch Vergleich mit den drei validen Taxa entfällt *B. sanpauloensis* aufgrund der pachyostotischen Thorakalrippen und *S. tumidum* aufgrund der nicht pachyostotisch verdickten Haemapophysen. Somit ist *Ditrochosaurus capensis* als ein jüngeres subjektives Synonym von *M. tenuidens* zu betrachten.

Die jahrzehntelange Frage nach der Fenestration oder Solidität des postorbitalen (temporalen) Schädelteils läßt, aufgrund von BSP 1959 I 482 (Abb. 2), die Wahrscheinlichkeit des anapsiden, also des nichtfenestrierten Bautyps steigen. Ähnliches vermutet auch MODESTO (pers. Mitt.) aufgrund neuer dreidimensional erhaltener Schädelfunde. Dies steht im Widerspruch zu den klassischen Darstellungen von MAC GREGOR (1908) und von HUENE (1941).

OELOFSON & ARAUJO (1983, 1987) gaben als Richtwert für die Anzahl der Thorakalwirbel von *Mesosaurus* die Zahl 17 an. Dies läßt sich an den hier belegten Fundstücken, wie auch an anderem Sammlungsmaterial, nicht belegen. Stattdessen ist von 19–20 Thorakalwirbeln auszugehen, was gleichermaßen bei *Brazilosaurus* zu finden ist und unter dem Wert für *Stereosternum* liegt.

Tab. 1: Das Mesosaurier-Material der BSP im metrischen Vergleich. Abkürzungen: CL = Cervikalregion-Länge, FL = Femur-Länge, FuL = Fuß-Länge, GL = geschätzte Gesamtlänge, HL = Humerus-Länge, HaL = Hand-Länge, RL = Radius-Länge, SL = Schädellänge, SSL = Schnauzen-Schädellängen-Verhältnis, TL = Thorax-Länge, TiL = Tibia-Länge. Maße in mm, SSL in %.

	SSL	CL	TL	HL	RL	HaL	FL	TiL	FuL	SL	GL
Mesosaurus tenuidens											
BSP 1972 I 92	?	48	137	26	13	17	28	15	40	?	ca. 560
BSP 1967 I 16	-	?	?	?	?	?	45	?	?	-	ca. 900
BSP 1959 I 477	?	?	?	?	20	-	-	-	-	ca. 75	?
BSP 1959 I 478	?	-	-	-	-	-	-	-	-	ca. 75	?
BSP 1958 I 360	ca. 69	ca. 54	?	ca. 31	-	-	32	?	?	ca. 80	ca. 640
BSP 1958 I 361	?	?	?	-	-	-	34	-	-	?	ca. 680
BSP 1958 I 482	?	ca. 60	?	45	-	-	?	26	ca. 40	?	ca. 900
Stereosternum tumidum											
BSP 1997 I 68	ca. 68	62	174	36	17	?	37	23	ca. 50	63	ca. 740
BSP 1988 I 39	-	-	175	37	21	-	37	26	48	-	ca. 740
BSP 1982 I 27	-	34	165	34	-	-	38	26	-	-	ca. 760
BSP 1979 I 37	ca. 50	27	42	?	?	?	14	9,5	18	24	ca. 280
BSP 1975 I 165	ca. 59	58	170	36	19	25	35	25	49	55	ca. 700
BSP 1966 I 190	-	?	?	33	15	?	-	-	-	-	ca. 660
BSP 1962 I 165	-	-	-	-	-	-	38	23	?	-	ca. 740
Brazilosaurus sanpauloensis											
BSP 1967 I 11	-	-	150	30	18	18	-	-	-	-	ca. 600
BSP 1865 I 130	ca. 64	84	?	25	15	17	-	-	?	42	ca. 500
BSP 1965 I 131	ca. 66	85	110	?	?	-	33	?	-	41	ca. 660
BSP 1964 I 268	-	-	-	38	20	?	38	24	50	?	ca. 760
Mesosaurus oder *Stereosternum*											
BSP 1959 I 479	-	-	?	46	21	-	-	-	-	-	ca. 920
BSP 1959 I 480	-	-	165	33	-	-	?	-	-	-	ca. 660
BSP 1959 I 481	-	-	140	?	?	-	29	-	-	-	ca. 480
"*Ditrochosaurus capensis*"											
BSP 1914 I 504	-	-	?	-	-	-	25	16	?	-	ca. 500

BSP 1997 I 68 weist Abdrücke zwischen den Zehen der Vorder- und Hinterextremitäten auf, die sich als Reste von Schwimmhäuten interpretieren lassen. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß die Extremitäten nicht nur passiv, sondern aktiv zur Fortbewegung im Wasser genutzt worden sind (Maisch 1995, Rossmann, Schoch & Maisch in Vorb.).

Tab. 2: Morphologisch-metrischer Vergleich der drei Mesosaurier-Gattungen untereinander.

MESOSAURUS	STEREOSTERNUM	BRAZILOSAURUS
Schädel > Hals	Schädel = Hals	Schädel < Hals
Zähne max. 11 mm lang	Zähne max. 7 mm lang	Zähne max. 2 mm lang
Zähne seitlich (ant) und senkrecht (post) angeordnet, dicht stehend		Zähne senkrecht
12 Cervikalwirbel	12 Cervikalwirbel	15 Cervikalwirbel
19-20 Thorakalwirbel	21-23 Thorakalwirbel	19-20 Thorakalwirbel
Cervikalrippen kurz	Cervikalrippen lang (anterior); kurz (posterior)	
Thorakalrippen pachyost.	Thorakalrippen pachyost.	Thorakalrippen unpachyost.
Haemapophysen unpachyost.	Haemapophysen pachyost.	Haemapophysen pachyost.
Carpus ohne Centrale	Carpus ohne Centrale	Carpus mit Centrale
Tarsus ohne Centrale	Tarsus mit Centrale	Tarsus mit Centrale
?	Manus: 2.3.4.5.3 Pes: 2.3.4.5.5.	Manus: 2.3.4.5.4 Pes: ?

Phylogenie der Mesosauridae

Die, aufgrund eigener Untersuchungen, ermittelte Matrix diagnostisch-morphologischer Merkmale zur Unterscheidung der drei validen Mesosauriden-Genera (Tab. 2) läßt eine phylogenetische Interpretation zu. Ein Außengruppenvergleich mit basalen Synapsiden (nach Laurin & Reisz 1995 die Schwestergruppe der Mesosauridae + Reptilia) und basalen Reptilien (hier wurden die „Captorhinomorphen" [Protorothyridae, Captorhinidae] als bestbekanntes Taxon gewählt) läßt in allen Fällen eine eindeutige Lesrichtungsentscheidung für die Merkmalszustände in der Innengruppe zu.

Sowohl bei basalen Synapsiden, als auch bei Captorhinomorphen ist der Schädel länger oder maximal vergleichbar lang wie die cervikale Region der Wirbelsäule. *Mesosaurus* und *Stereosternum* verhalten sich hierin also plesiomorph, während die Verlängerung des Halses gegenüber dem Schädel bei *Brazilosaurus* eine Autapomorphie diese Genus darstellt, die nicht zur Klärung phylogenetischer Zusammenhänge beiträgt.

Die Länge der Zähne ist, vor allem im Zusammenhang mit der charakteristischen, nadelartig-schlanken Form, eine potentielle Synapomorphie von *Stereosternum* und *Mesosaurus*, während sich *Brazilosaurus* plesiomorph verhält. Allen Mesosauriden gemeinsam ist der Verlust der caniniformen Zähne im Maxillare, die sowohl basale Synapsiden als auch Captorhinomorphen kennzeichnen.

Die senkrechte Anordnung der Zähne (im Bezug zu den Kieferästen) ist bei *Brazilosaurus* ebenfalls sicher plesiomorph, die laterad orientierten anterioren Zähne im Ober- und Unterkiefer von *Mesosaurus* und *Stereosternum* sind hingegen potentiell synapomorph für diese beiden Genera.

Die hohe Zahl von mindestens 12 Cervikalwirbeln ist eine weitere Synapomorphie der Mesosauridae. Die hohe Zahl von 15 Cervikalwirbeln bei *Brazilosaurus* stellt eine für die Merkmalsanalyse irrelevante Autapomorphie dar. Basale Synapsiden und Captorhinomorphen besitzen in aller Regel nicht mehr als 5, immer weniger als 10 Cervikalwirbel. Es ist offensichtlich, daß die hohe Zahl der Cervikalwirbel bei *Brazilosaurus* mit der zweiten Autapomorphie dieses Genus, der Verlängerung des Halses im Verhältnis zum Schädel, direkt korreliert ist.

Die Anzahl der Thorakalwirbel ist phylogenetisch sehr schwer zu deuten. Bei basalen Synapsiden und Reptilien sind 20–21 Thorakalwirbel die Regel, wobei es zahlreiche Ausnahmen gibt. Sowohl *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* einerseits mit 19–20 Thorakalwirbeln, als auch *Stereosternum* mit 21–23 Thorakalwirbeln andererseits weichen – in unterschiedlicher Weise – ein wenig vom (häufigsten) Zustand in der Außengruppe ab. Nur hier deutet sich eine sehr schwache potentielle Synapomorphie von *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* an, die jedoch sehr problematisch ist (siehe Diskussion unten).

Die verlängerten anterioren Cervikalrippen sind ein apomorphes Merkmal, welches *Stereosternum* und *Brazilosaurus* teilen. Die Pachyostose der Thorakalrippen ist hingegen eine potentielle Synapomorphie von *Stereosternum* und *Mesosaurus*. Immerhin ist dieses Merkmal ontogenetisch variabel, zumindest bei *Stereosternum*, wie beispielsweise Exemplar BSP 1979 I 37 zeigt, das bei geringer Körpergröße keine pachyostotische Verdickung der Thorakalrippen aufweist. Es ist daher denkbar, daß der Zustand bei *Brazilosaurus* durch Paedomorphose sekundär erreicht wurde, doch gibt es dafür keine direkten Belege.

Die Pachyostose der Haemapophysen ist eine zweite recht starke potentielle Synapomorphie von *Stereosternum* und *Brazilosaurus*. In der Außengruppe tritt Pachyostose weder in den Thorakalrippen noch in den Haemapophysen auf.

Sowohl *Mesosaurus* als auch *Stereosternum* zeigen kein Carpale centrale, während es bei *Brazilosaurus* wohlossifiziert ist. Andererseits besitzen *Stereosternum* und *Brazilosaurus* ein Tarsale centrale, während dies bei *Mesosaurus* bislang nicht nachgewiesen ist. Das Vorkommen eines Centrale ist im Außengruppenvergleich der plesiomorphe Zustand. Die potentielle Synapomorphie von *Mesosaurus* und *Stereosternum* im Bezug auf den Carpus ist indessen als Reduktionsmerkmal relativ schwach zu bewerten. Die Reduktion der Centralia tritt parallel bei vielen anderen Amniotengruppen auf.

Da die Phalangenformeln bei *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* nicht vollständig und zweifelsfrei festgestellt werden konnten, ist dieses Merkmal momentan nicht zur phylogenetischen Analyse zu gebrauchen.

Drei Möglichkeiten der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Mesosauridae sind theoretisch denkbar: a) Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus* + *Brazilosaurus*; b) Schwestergruppenverhältnis *Stereosternum* + *Brazilosaurus*; c) Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus* + *Stereosternum*.

Die erste Hypothese wird momentan nur durch ein einziges Merkmal gestützt: die übereinstimmende Anzahl von 19–20 Thorakalwirbeln bei beiden Genera. Da es sich um ein Reduktionsmerkmal handelt, zudem maximal um eine Reduktion um 2 Wirbel, ist dieses Merkmal nicht sehr hoch zu bewerten. Außerdem ist die unmittelbare Vorfahrenschaft der Mesosauridae nicht bekannt und es ist durchaus möglich, daß der letzte gemeinsame Vorfahr aller Mesosauriden bereits 19–20 Thorakalwirbel besaß und die Vermehrung bei *Stereosternum* eine sekundäre ist. Nimmt man die Anzahl der Präsakralwirbel als Merkmal, so ergibt sich nämlich für *Mesosaurus* 31–32, *Stereosternum* 33–35, *Brazilosaurus* 34–35. Die hohe Anzahl von mehr als 30 Präsakralwirbeln ist, korreliert mit der hohen Anzahl von Cervikalwirbeln, eine Synapomorphie der Mesosauridae. Die Anzahl der Thorakalwirbel ist indessen, aufgrund der oben angeführten Probleme, ein in der Beurteilung so unsicheres Merkmal, daß es für die computergestützte phylogenetische Analyse nicht verwendet wurde.

Die zweite Hypothese, ein Schwestergruppenverhältnis von *Stereosternum* und *Brazilosaurus*, wird immerhin durch zwei klare und eindeutige Synapomorphien gestützt, nämlich die Verlängerung der anterioren Cervikalrippen und die Pachyostose der Haemapophysen.

Noch weitaus besser begründet erscheint jedoch die dritte Hypothese, ein Schwestergruppenverhältnis von *Mesosaurus* und *Stereosternum*, für das sich gegenwärtig vier Synapomorphien anführen lassen. Die Verlängerung der Zähne zu nadelartigen Komponenten

eines potentiellen Fangreusengebisses, die laterade Orientierung der anterioren Zähne, die Pachyostose der Thorakalrippen und die Reduktion des Carpale centrale. Man mag dafür argumentieren, daß die ersten beiden Merkmale funktionell korreliert sind, doch bedarf dies weitererer funktionsmorphologischer Untersuchungen. Das dritte Merkmal ist ontogenetisch variabel, aber nicht in einem Ausmaß das es für die phylogenetische Analyse unbrauchbar machen würde. Das vierte Merkmal ist, wie erwähnt, ein Reduktionsmerkmal und daher nicht allzu hoch zu bewerten.

In summa ist ein Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus-Stereosternum* derzeit aufgrund der vorliegenden Daten die plausibelste und parsimonischste Hypothese. Die Alternative einer nächsten phylogenetisch-morphologischen Ähnlichkeit zwischen *Stereosternum* und *Brazilosaurus* wird zwar durch weniger (2 versus 4), aber dafür sehr eindeutige Synapomorphien gestützt. Zusätzliche Merkmale können das Bild also durchaus noch zugunsten dieser Hypothese verändern. Geradezu ausgeschlossen scheint hingegen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mesosaurus* und *Brazilosaurus*. Für diese Hypothese lassen sich keine eindeutigen potentiellen Synapomorphien finden.

Tab. 3: Daten-Matrix für die phylogenetische Analyse der Mesosauridae. Mit Asterisk gekennzeichnete Taxa sind Außengruppen.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Synapsida*	0	0	0	0	0	0	0	0
Captorhinomorpha*	0	0	0	0	0	0	0	0
Mesosaurus tenuidens	1	1	1	1	0	1	0	1
Stereosternum tumidum	1	1	1	1	1	1	1	1
Brazilosaurus sanpauloensis	1	1	0	0	1	0	1	0

Liste der Merkmale:

1. Weniger als 10 Cervikalwirbel (0) mehr als 10 (1).
2. Caniniforme Maxillarzähne vorhanden (0) fehlen (1).
3. Anteriore Zähne senkrecht zum Kieferrand (0) laterad orientiert (1).
4. Zähne kurz, konisch (0) sehr lang, nadelförmig (1).
5. Anteriore Cervikalrippen kurz (0) verlängert (1).
6. Thorakalrippen nicht pachyostotisch (0) pachyostotisch (1).
7. Hämapophysen nicht pachyostotisch (0) pachyostotisch (1).
8. Mindestens ein Centrale im Carpus ossifiziert (0) Centrale reduziert (1).

Eine computergestützte Analyse der Datenmatrix (Tab. 3) mit dem Programm Hennig86/TreeGardener ergab einen „most parsimonious tree" mit einem Consistency Index von 0.80 und einem Retention Index von 0.75. Auch die Computeranalyse stützt, wie nicht anders zu erwarten, das Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus* + *Stereosternum*.

Brazilosaurus ist, auch wenn dieses Resultat sich bei weiteren und umfangreichen Analysen bestätigen sollte, in keinem Fall als „primitiver" Mesosauride aufzufassen. Er ist in eine eigene Richtung spezialisiert, wie z. B. die sehr starke Verlängerung des Halses andeutet. Wie die morphologischen Unterschiede innerhalb der Mesosauridae in paläoökologischer und evolutionärer Hinsicht zu bewerten sind, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Dank

Herrn Dr. Peter WELLNHOFER (BSP) sei für die Möglichkeit der Bearbeitung des Materials und die gewährleistete Unterstützung herzlich gedankt. Die Abbildungen 2 und 3 wurden dankenswerterweise von Herrn G. BERGMEIER (BSP) angefertigt.

Literaturverzeichnis

AURAUJO, D. C. (1976): Taxonomia e relacoes dos Proganosauria de Bacia do Parana. – An. Acad. Brasil. Cienc., 48 (1): 91-116, 11 Abb.; Sao Paulo.

BROOM, R. (1913): On an new mesosaurian reptile (*Noteosaurus africanus*). – Ann. S. Afr. Mus., **7**: 358–360, 1 Abb.; Cape Town.

COPE, E. D. (1885): A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. – Proc. Am. Phil. Soc., **23**: 7–15, Abb. 1-8, Taf. 1; Philadelphia.

COX, B, DIXON, D., GARDINER, B. & SAVAGE, R. J. G. (1989): Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit. – 312 S.; München (Mosaik Verlag).

DU TOIT, A. L. (1927): A geological comparison of South America with South Africa. – Carn. Inst. Publ., 381: 1–158, 32 Abb.; Washington, D.C..

FRECH, F. (1897–1902): Lethaea geognostica oder Beschreibung und Abbildung für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. 1.Theil. Lethaea palaeozoica. Bd. **2**. – 788 S., 35 Taf., 551 Abb., 6 Karten; Stuttgart (Schweizerbart).

GERVAIS, P. (1865): Du *Mesosaurus tenuidens*, reptile fossile de l'Afrique australe. – C. R. hebdom. Sci., 60: 950–955; Paris.

GÜRICH, G. (1889): *Ditrochosaurus capensis* – ein neuer Mesosaurier aus der Karooformation Südafrikas. – Z. dt. Geol. Ges., **41** (4): 641–652, Taf. 27; Berlin.

HERKNER, B. (1999): Über die evolutionäre Entstehung des tetrapoden Lokomotionsapparates der Landwirbeltiere. Ein konstruktionsmorphologisches Transformationsmodell auf evolutionstheoretischer Grundlage. – Carolinea, Beiheft 13: 1–353, 105 Abb.; Karlsruhe.

HUENE, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. – Monogr. Geol. Paläont., **1**: 1–114, 22 Taf.; Berlin.

HUENE, F. v. (1941): Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. – Palaeontogr., **92**: 45–58, Taf. 7–9; Stuttgart.

LAURIN, M. & REISZ, R. R.(1995): A reevaluation of early amniote phylogeny. – Zool. J. Linn. Soc., **113**: 165–223, 9 Abb., 1 Tab.; London.

MAC GREGOR, J. H. (1908): On *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. from the Permian of Brasil. – Final Report Com. Est. Minas de Carvào de Pedra do Brazil, **2**: 303–336, 3 Abb., 4 Taf.; Rio de Janeiro.

MAISCH, M. W. (1995): Mesosaurier. - In: WESTPHAL, F (Hrsg.): Schwimmsaurier. – Ausstellungskatalog Univ. Tübingen, **24**: 45–50, 3 Abb.; Tübingen.

MODESTO, S. P. (1996): *Noteosaurus africanus* BROOM is a Nomen Dubium. – J. Vert. Paleont., **16** (1): 172–174, 2 Abb.; Lawrence.

OELOFSON, B. & ARAUJO, D. C. (1983): Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati Sea (Parana basin), South America. – Rev. Brasil. Geocienc., **13** (1): 1–6, 4 Abb.; Sao Paulo.

OELOFSON, B. W. & ARAUJO, D. C. (1987): *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* from the Permian Gondwana of both Southern Africa and South America. – S. Afr. J. Sci., **83**: 370–372, 2 Abb.; Cape Town.

OSBORN, H. F. (1903): The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. – Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., **1** (8): 451–507, 22 Abb.; New York.

PICKFORD, M. (1995): Karoo Supergroup palaeontology of Namibia and brief descriptions of a thecodont from Omingonde. – Palaeont. Afr., **32**: 51–66, 12 Abb.; Johannesburg.

REUNING, E. & HUENE, F. v. (1925): Fossilführende Karrooschichten im nördlichen Südwestafrika. – N. Jb. Geol. Paläont., Beil.-Bd. **52 B**: 94–122, 1 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. – 469 S., 443 Abb., 4 Taf.; 3rd ed., Chicago, London (Univ. Chicago Press).
SEELEY, H. G. (1892): The Mesosauria of South Africa. – Quart. J. Geol. Soc., **48**: 586–604, 5 Abb., Taf. 18; London.
SHIKAMA, T. & OZAKI, H. (1966): On a reptilian skeleton from the Palaeozoic Formation of San Paulo, Brazil. – Trans. Proc. Pal. Soc. Japan, N. S., **64**: 351–358, 2 Abb., Taf. 38, 39; Tokyo.
STROMER, E. (1914): Die ersten fossilen Reptilreste aus Deutsch-Südwestafrika und ihre geologische Bedeutung. – Centralbl. Min., Geol. Paläont., **1914**: 530–541, 2 Abb.; Stuttgart.
WALTHER, K. (1911): Mitteilungen aus der „seccion Mineralogia y Geologia" des „Instituto de Agronomia" in Montevideo. 1. Über permotriassische Sandsteine und Eruptivgesteine aus dem Norden der Republik Uruguay. – N. Jb. Min., Geol. Paläont., Beil.-Bd. **31**: 575-609, 1 Abb., Taf. 17–23; Stuttgart.